

Der erste Fund von *Macaca* (Cercopithecidae, Primates) im Jungpleistozän von Mitteleuropa

Von F. A. FLADERER

Institut für Paläontologie, Universität Wien, Österreich

Receipt of Ms. 11. 2. 1991

Acceptance of Ms. 13. 5. 1991

Abstract

The first find of Macaca (Cercopithecidae, Primates) in the Late Pleistocene of Central Europe

Described the left lower first premolar of a male *Macaca* sp., *sylvanus* group, associated with a Würmian thanatocoenosis from the Kugelsteinhöhle II in the Eastern Alps near Graz, Austria. It is the first evidence of a primate in the Late Pleistocene of Central Europe except for *Homo*. As a comparison to the find, the variability of the tooth in the recent Barbary Ape *M. sylvanus* is outlined. The peculiar morphology including the shape of the fossil could not be observed in 14 recent individuals.

Einleitung

Fossile Reste der Gattung *Macaca* Lacépède, 1799 sind aus rund 50 europäischen Fundstellen bekannt und belegen dessen Verbreitung zwischen älterem Pliozän und Jungpleistozän bis fast 53° nördlicher Breite (Norfolk, England) und im Osten bis in den südlichen Kaukasus (FRANZEN 1973; SZALAY und DELSON 1979; ARDITO und MOTTURA 1987). Die Funde sind meist singulärer Art; Gebißreste und postcraniale Skeletteile sind selten assoziiert aus einer Fundstelle bekannt (vgl. FLADERER 1987), sodaß seit dem ersten Fund eines fossilen Restes von *Macaca* in Europa (OWEN 1845) zahlreiche Namen in der Literatur Einzug gefunden haben – auch die generische Zuordnung betreffend. Nach Sichtungen des jeweils bekannten Gesamtumfangs des Materials in jüngerer Zeit ist nach SZALAY und DELSON (1979) anzunehmen, daß alle west-, mittel- und osteuropäischen Funde des Plio/Pleistozäns zu einer einzigen, mit der rezenten *M. sylvanus* konspezifischen Art zu stellen sind. In den pleistozänen Thanatozönosen überwiegen generell wärme- bzw. waldliebende Arten. In Analogie zur rezenten Verbreitung der Makaken wurden sie als Leitform der Warmzeiten angesehen (BARTOLOMEI 1969). Eine Arealerweiterung in kaltgemäßigte Habitate kann allerdings angenommen werden (vgl. SINGER et al. 1982; TILLIER und VANDERMEERSCH 1976). Die bislang jüngsten Hinweise auf eiszeitliche Affen in Europa nördlich des europäischen Mediterrans wurden dem späten Mittelpleistozän zugeordnet (ADAM 1975; CARLS et al. 1988).

Material und Methode

Fundort

Der fossile Zahn wurde während einer Sondierungsgrabung in der Kugelsteinhöhle II bei Deutschfeistritz („Tropfsteinhöhle am Kugelstein“, 15°20'17" östlicher Länge, 47°13'29" nördlicher Breite, 478 m ü. M.) aus gestörten Sedimenten geborgen. Der Kugelstein liegt im Nord-Süd-gerichteten Durchbruchstal der Mur im Steirischen Randgebirge, 22 km nördlich von Graz (Abb. 1) (FUCHS 1989; FLADERER 1989).

Der Cercopithecidenzahn wird mit den übrigen Tierresten der Kugelsteinhöhle II am Steiermärkischen Landesmuseum „Joanneum“ in Graz, Raubergasse 10 unter der Inventarnummer 73.367 aufbewahrt.

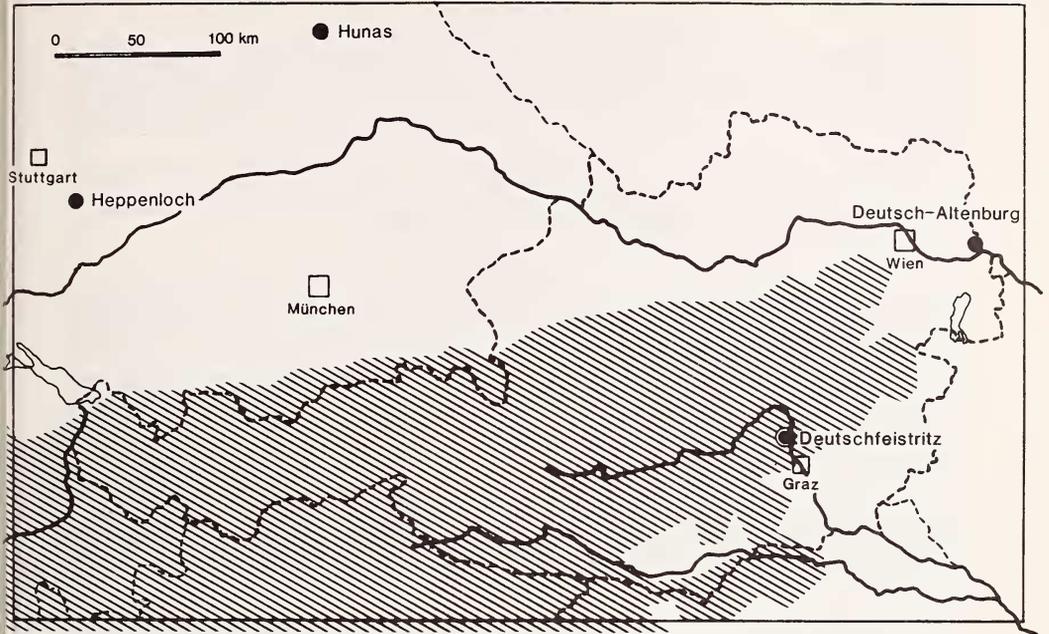


Abb. 1. Fundorte pleistozäner Makaken im Bereich der Ostalpen (Berglandbereich über 500 Höhenmeter schematisiert)

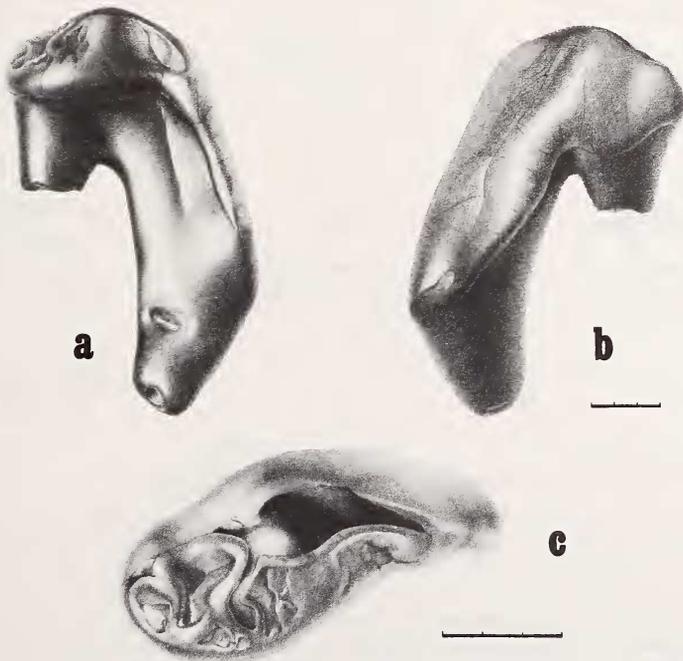


Abb. 2. *Macaca* sp. der *sylvanus*-Gruppe, linker vorderer unterer Prämolare, Jungpleistozän, Kugelsteinhöhle II bei Deutschfeistritz, Steiermark. a: Lingualansicht, b: Buccalansicht, c: Occlusalansicht. Balken = 3 mm. (Zeichnung: N. FROTZLER, Institut für Paläontologie der Universität Wien)

Vergleichsmaterial

Es standen die Mandibeln von 7 Männchen und 7 Weibchen der rezenten *M. sylvanus* aus folgenden Sammlungen zur Verfügung: Naturhistorisches Museum Wien (NHMW), Institut für Paläontologie der Universität Wien (UWPI), Zoologische Staatssammlung München (ZSSM) und Institut für Palaeoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin der Universität München (IPDM).

Das fossile Vergleichsmaterial umfaßt zwei Abgüsse: 1. „*Macaca florentina*“, Fundort Strette, Mittelitalien, Altpleistozän, Naturhistorisches Museum Basel V.A.352, 2. „*Macaca* cfr. *sylvanus*“ Fundort Grotta Valdemino, Oberitalien, Mittelpleistozän, Università di Ferrara, Dipartimento di Scienze Geologiche e Paleontologiche.

Messungen

In Anlehnung an die bei höheren Primaten verwendeten Meßstrecken (REMANE 1927) haben sich für den P_3 von *Macaca* folgende Strecken als brauchbar erwiesen (Abb. 3, 3; 4, 3). Es wurde an der linken und der rechten Zahnposition gemessen.

1. Obere Länge (L): Größte mesio-distale Länge parallel zur Hauptschneide (vordere und hintere Protoconid-Randleiste), d. h. parallel zur Längsachse, in der Projektion von occlusal gemessen. Diese Meßstrecke scheint identisch mit der „größten Länge des ersten Prämolaren“ bei LAMPEL (1963) und der „Außenlänge“ bei REMANE (1927).
2. Größte Breite (B): Gemessen in der Horizontalebene normal zur Hauptschneide (Längsachse). Die Strecke liegt entsprechend der Querstellung des Zahns in der Zahnreihe in mesio-buccal-distolingualer Richtung. Die Meßstrecke entspricht der Breite bei REMANE (1927).
3. Außenhöhe (H): Gemessen an der Buccalseite zwischen dem tiefsten Punkt der Schmelzgrenze zur Hinterwurzel bis zur Spitze des Haupthöckers. Mit Einschränkung ist die rekonstruierte Protoconidspitze für ein Richtmaß zu verwenden.

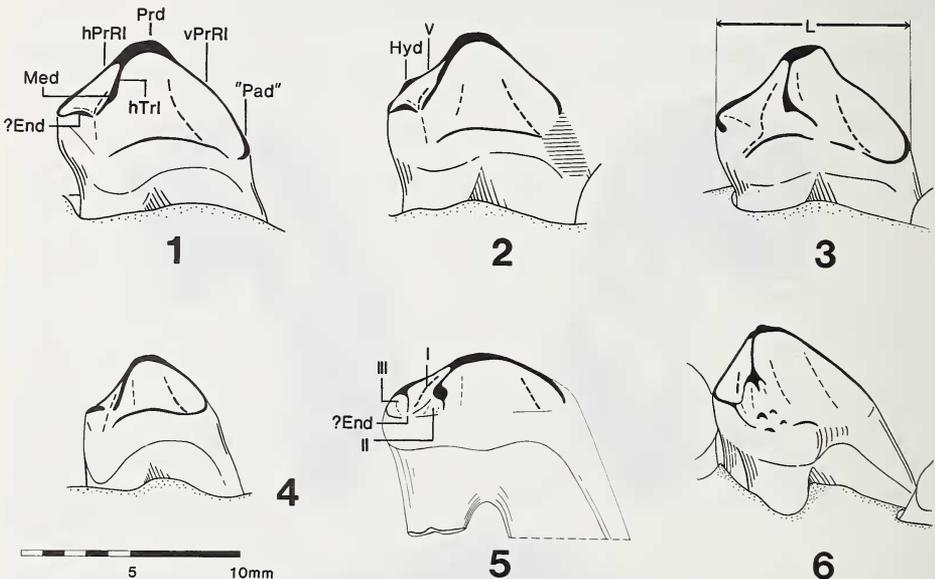


Abb. 3. Schematisierte Lingualansichten des P_3 sin. von *Macaca sylvanus* (rezent), *Macaca* sp. (Jungpleistozän, Österreich) und „*M. florentina*“ (Altpleistozän, Italien); 1–3: *M. sylvanus*, männlich, UWPI 1324, NHMW 2614, NHMW 4408; 4: *M. sylvanus*, weiblich, NHMW 2616; 5: *Macaca* sp., männlich, Kugelsteinhöhle II, Steiermark; 6: „*M. florentina*“, Strette, Val d'Arno, Altpleistozän, NHM Basel V.A.352, spiegelbildlich. Abkürzungen: Ci = Cingulum, End = Entoconid, iHl = innere Hauptleiste, hMeHl = hintere Metaconid-Hauptleiste, hPrRl = hintere Protoconid-Randleiste, hTrl = hintere Trigonidleiste, (= Protolophid), Hyd = Hypoconid, L = Meßstrecke der oberen Länge, Med = Metaconid, „Pad“ = Paraconid-Bezirk, Prd = Protoconid, Tag = Talonidgrube, Trg = Trigonidgrube, V = Vallis externus, Außenal (= Hypoflexid), vEnRl = vordere Entoconid-Randleiste, vPrRl = vordere Protoconid-Randleiste; I, II, III = Teilgruben der Talonidgrube

4. Höhe der mesiobuccalen Schmelzvorbuchtung, vordere Höhe (VH): Größte Länge des Schmelzlappens zwischen Protoconidspitze und ventraler Schmelz-Dentin-Grenze.
Der Längen-Breiten-Index ($B \times 100/L$) gibt Vergleichszahlen für den Umriss der Zähne in der Occlusalansicht.

Mit dem Vorderhöhe-Längen-Index ($L \times 100/VH$) läßt sich die relative Höhe der mesiobuccalen Schmelzvorbuchtung darstellen.

Ergebnisse

Morphologie des Fossilfundes

Der vorliegende Zahn ist der vordere Prämolare einer linken Mandibel (P_3 sin.). Die hohe Schmelzvorbuchtung und der längsgestreckte Umriss weisen ihn einem männlichen Tier zu. Der Zahn ist bis auf die Spitze der hinteren Wurzel vollständig erhalten (Abb. 2). Die Abkautung ist stärker fortgeschritten, die Zahnkrone erscheint über ihre gesamte Fläche attritiert. Die hellgraue bis graublau Färbung des intakten Zahnschmelzes kontrastiert auffallend mit der mittel- bis schwarzbraunen Färbung der Wurzeln und des Dentinkerns in der Kaumarke der Krone. Aus dem Umriss des großen Dentinfeldes im zentralen Bereich (Abb. 2c) und der schmalen Fahnen nach mesial und distal kann auf die Morphologie des nicht attritierten Stadiums geschlossen werden (Abb. 3,5; 4,7).

Für die morphologischen Bezeichnungen wird hier die von REMANE (1960) vorgeschlagene Terminologie verwendet. Schwierigkeiten in der Homologisierung veranlaßten zum

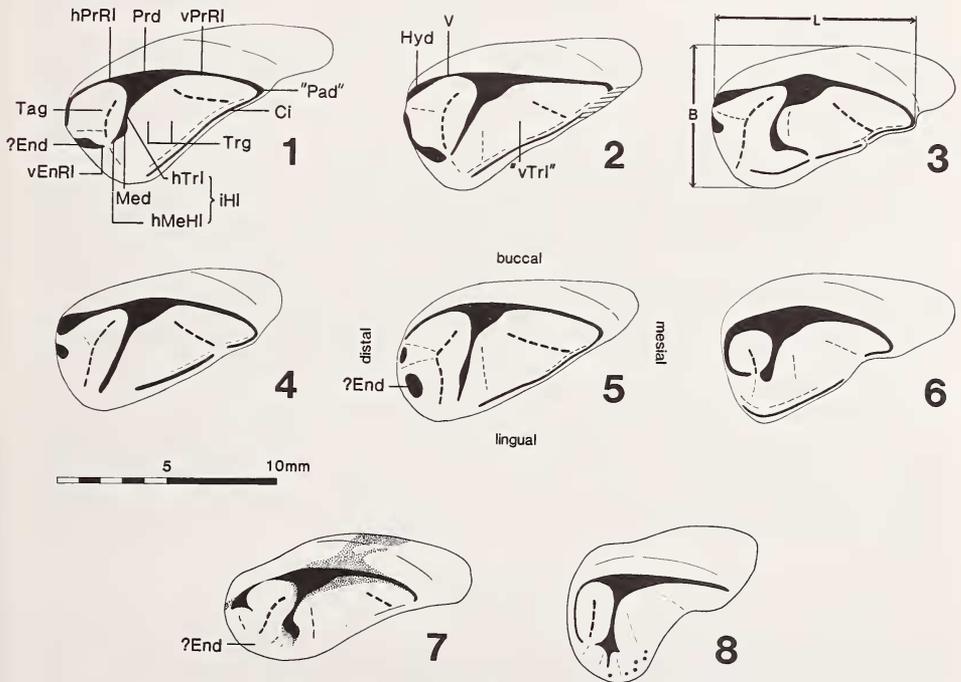


Abb. 4. Schematisierte Occlusalansichten des P_3 sin. von männlichen *M. sylvanus* (rezent), *Macaca* sp. (Jungpleistozän, Österreich) und „*M. florentina*“ (Altleistozän, Italien). 1–6: *M. sylvanus*, rezent. 1: UWPI 1324; 2: NHMW 2614; 3: NHMW 4408; 4: IPDW Nr. 4; 5: NHMW 2614 spiegelbildlich; 6: NHMW 32990; 7: *Macaca* sp., Kugelsteinhöhle II, Steiermark, Jungpleistozän; 8: „*M. florentina*“, Strette, Val d'Arno, Altleistozän, NHM Basel A.V.352, spiegelbildlich. (Abkürzungen siehe Abb. 3)

Verweis auf die Terminologie von KAY (1977; siehe auch SZALAY und DELSON 1979: Fig. 159).

Die größte Ausdehnung des zentralen Dentinfeldes zeigt die Lage eines primär deutlichen Protoconids an (Abb. 4,7). Einer der Ausläufer des Protoconidfeldes, die als dunkelbraune Verfärbung unter dem ausgedünnten Schmelz sichtbar sind, erstreckt sich nach mesial. Seine Position entspricht der vorderen Trigonid-Randleiste, die in einem früheren Stadium deutlich ausgeprägt gewesen sein mußte. Ein rund 0,2 mm breiter, brauner Dentinstreifen zieht, vom Haupthöcker ausgehend, nach distolingual und bildet eine notenkopffartige Verdickung nach lingual. Dieses Feld liegt in der Position des Metaconids (Abb. 3,5). An den Unterkiefermolaren der Catarrhinen vermittelt zwischen Protoconid und Metaconid die hintere Trigonidleiste (Protolophid bei KAY 1977), nach distal die hintere Protoconid-Randleiste (Abb. 4,1; 4,7). In der Buccalansicht ist eine Einsattelung der mesio-distalen Hauptschneide erkennbar (Vallis externus, Außental oder Hypoflexid; Abb. 3,5). Die Lingualfläche des Trigonids (Trigonidgrube) wird von einem breiten niederen Rücken in eine vordere breite und eine hintere schmale Furche gegliedert. Beide zeigen in sich kleine kraterartige Vertiefungen und eine seichte Runzelung.

Der distale Bereich der Krone ist sehr kurz und deutlich strukturiert. In der Lingualecke ist eine Erhebung festzustellen, die vom Basalband nicht abgesetzt ist. Von dieser zweigen zwei feine Grate in Richtung Hypoconid und Metaconid ab. Der nach mesial gerichtete Grat ist unmittelbar vor dem Metaconid abgesetzt (Abb. 2c). Eine vergleichbare Position nimmt am Molaren der Catarrhinen nach REMANE (1960) die vordere Entoconid-Randleiste ein. Der zweite Grat dieses als Entoconid vermuteten akzessorischen Höckers ist mit dem Hypoconid verbunden (hintere Talonid-Randleiste).

Durch das niedrige Leistensystem entstehen am Talonid drei Gruben (Abb. 3,5: I-III). Den größten Anteil hat eine furchenartige Vertiefung (I). Lingualwärts liegt eine kleinere, etwa dreieckige Grube (II), die in sich durch einen kurzen vom Metaconid ausgehenden leistenförmigen Fortsatz in der vorderen Hälfte gegliedert wird. Eine annähernd gleich große runde Grube (III) liegt zwischen Hypoconid und „Entoconid“.

Ein breites Basalband umgibt die Krone von der mesialen Ecke der Lingualseite bis unter das Hypoconid. Es läßt sich nicht feststellen, ob hier in einem Stadium ohne Abkautung eine durchgehende Furche das Basalband nach oben abgegrenzt hat. Die mäßig konvexe Hauptfläche des mesiobuccalen Schmelzklappens ist durch Attrition abgeflacht. Dunkelbraunes Dentin schimmert durch den intakten blaugrauen Schmelz. Sowohl an der Lingualseite als auch am buccodistalen Rand zur Vorderwurzel liegt der Schmelzklappen wulstartig über der Vorderwurzel. Am unteren Ende ist die Schmelz-Dentin-Grenze durch eine kleine Einbuchtung unregelmäßig gelappt.

Der Zahn hat zwei Wurzeln. Die vollständig erhaltene Vorderwurzel hat einen länglich ovalen Querschnitt. An der Lingualseite ist eine rund 1,5 mm lange kerbenartige Vertiefung 3 mm oberhalb der Wurzelkanalöffnung zu beobachten. Die Spitze der hinteren Wurzel ist abgebrochen. Die Bruchkante ist fein zugerundet. Der verdrückt ovale Querschnitt in der Bruchebene hat einen Längsdurchmesser von 2,8 mm und eine Breite von 2,1 mm.

Vergleich

Der Vergleich von 14 Individuen der rezenten *M. sylvanus* und den P₃ von drei fossilen Vertretern aus dem Pleistozän zeigt folgende Variabilität der Kronenmorphologie:

Das Protoconid liegt meist im mittleren Drittel des mesiodistalen Hauptgrates. Im Fall der altpleistozänen „*M. florentina*“ aus Strette liegt der Haupthöcker in der hinteren Kronenhälfte (Abb. 3,6).

Die hintere Trigonidleiste (Protolophid) zeigt Variationen in ihrer Länge; das Metaconid zeigt Variationen in seiner Position und seiner Höhe. Der Grat kann bis zur Linguodistalecke reichen (Abb. 4,4; 5,1), sehr kurz (Abb. 4,1; 4,6) oder auch nach mesial geknickt

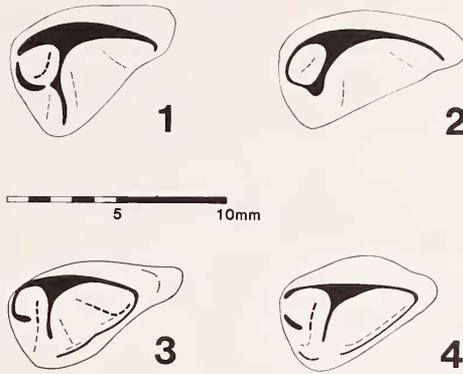


Abb. 5. Schematisierte Occlusalansichten des P_3 sin. von weiblichen *M. sylvanus*, rezent. 1: NHMW 2615; 2: NHMW 3422; 3: NHMW 2616; 4: ZSSM 1959/4

sein (Abb. 4,3; 4,7). Das Metaconid kann sehr nahe am Haupthöcker liegen (Abb. 4,2) oder von diesem deutlich abgesetzt sein (Abb. 4,8). Bei der altpleistozänen „*M. florentina*“ bildet das Protolophid einen konkaven Grat. Das Metaconid über der lingualen Wurzel ist gut entwickelt (es ist am Abguß nicht feststellbar, ob hier Dreiwurzeligkeit vorliegt oder die hintere Wurzel linguo-buccal stark verbreitert ist). Runzelungen gehen vom Nebenhöcker zum Lingualrand aus. Dieser ist durch kleine Höckerchen skulpturiert. Häufig ist ein Grat ohne Höckerdifferenzierung zu beobachten (Abb. 4,4; 5,4). Als eine Verbreiterung der hinteren Trigonidleiste ist das Metaconid eines Magotweibchens (Abb. 5,3) angedeutet.

Die Lingualfläche des Trigonids wird von einer breiten Furche im vorderen Bereich zweigeteilt. Eine hintere, zweite, kann angedeutet sein. Häufig ist eine Runzelung der Lingualfläche zu beobachten. Seltener ist die Lingualfläche ungegliedert (Abb. 5,4). Ein Basalband kann die Fläche zur Wurzel hin begrenzen. Es fehlt bei den weiblichen Zähnen in Abb. 5,1 und Abb. 5,2.

Den Distalbereich nimmt im einfachsten Fall eine Talonidgrube ein, die nach lingual offen ist. Eine fast oder ganz geschlossene kleine Trigonidgrube scheint häufig aufzutreten (Abb. 3,1; 4,1). Eine einfache rundliche Talonidgrube mit Furche nach lingual (Abb. 5,1), kann auch am Mandibelfragment eines weiblichen Tieres aus dem Mittelpleistozän der Grotta Valdemino festgestellt werden. An einem männlichen Magot vom „Affenberg“ in Sélestat, Oberrhein (IPDM Nr. 2) ist die Talonidgrube des linken P_3 viel deutlicher allseitig von Graten abgegrenzt als am rechten. Die asymmetrische Anlage ist auch aus den divergierenden Maßen der linken und rechten Seite (Tab. 1) zu erkennen. Ein weiterer bemerkenswerter Typ ist die kurze querfurchenartige Talonidgrube beim altpleistozänen Makaken (Abb. 4,8).

Das Hypoconid tritt durch eine Einsattelung (Außental) im distalen Bereich der Hauptkante häufig deutlich hervor (Abb. 3,2; 4,2). Vom Hypoconid abgesetzt ist häufig ein kleiner akzessorischer Höcker, der dem Entoconid homolog sein dürfte (Abb. 3,1; 4,1). Fast ebenso oft fehlt ein Höcker im distalen Grat (Abb. 3,6; 4,8). Eine Aufgliederung in zwei Höcker lingual des Hypoconidareals war nur einmal zu beobachten (Abb. 4,5).

Auskunft über die Größenverhältnisse des P_3 geben die Tabelle und Abb. 6. Die Mittelwerte der Geschlechtergruppen sind in Zeile 11 für die Männchen und in Zeile 19 für die Weibchen gegeben. Am Vorderlappen-Längen-Verhältnis lassen sich die Geschlechter gut unterscheiden; die geringere Länge der Schmelzvorbuchtung bei den Weibchen kommt im größeren Vorderhöhe-Längen-Verhältnis zum Ausdruck.

Maße des ersten unteren Prämolaren von *Macaca* der *sylvanus*-Gruppe

Angaben in mm. Zeilen 4 bis 10 (männliche) und 12 bis 18 (weibliche) rezente *M. sylvanus* aus vier Sammlungen (siehe Text). Abkürzungen: L = obere Länge, B = größte Breite, H = Außenhöhe, VH = Höhe der Schmelzvorbuchtung, M = Mittelwert, s = Standardabweichung. In Klammern rekonstruierte Maße, die den Abkautungsgrad berücksichtigen

		L	B	H	VH	$\frac{B \times 100}{L}$	$\frac{L \times 100}{VH}$	
<i>Macaca</i> sp.								
1.	Kugelstein, Jungpleistozän ♂ adult/senil	8.5	5.5	5.4 (6.9)	14.2 (15.3)	64.7	(55.6)	
„ <i>Macaca</i> cfr. <i>sylvanus</i> “								
2.	Grotta Valdemino, Mittelpleistozän ♀ adult	5.7	4.8	5.3	?	84.2	?	
„ <i>M. florentina</i> “								
3.	Strette, Altpleistozän ♂ adult	7.9	6.4	6.7	14.7	81.0	53.7	
4.	<i>M. sylvanus</i> rez. UWPI 1324, ♂ adult	sin. dext.	8.7 8.9	6.9 6.8	7.1 7.3	15.5 15.5	79.3 76.4	56.1 57.4
5.	<i>M. sylvanus</i> rez. NHMW 2614, ♂ adult	sin. dext.	7.9 8.5	6.5 6.3	6.9 7.8	14.3 15.5	82.3 74.1	55.2 54.8
6.	<i>M. sylvanus</i> rez. NHMW 4408, ♂ subadult	sin. dext.	8.5 8.6	7.4 7.4	7.4 6.9	13.6 13.8	87.1 86.0	62.5 62.3
7.	<i>M. sylvanus</i> rez. NHMW 32990, ♂ adult	sin. dext.	7.2 7.6	5.2 5.2	6.1 5.9	12.9 13.5	72.2 68.4	55.8 56.3
8.	<i>M. sylvanus</i> rez. IPDM Nr. 2, ♂ adult	sin. dext.	7.0 6.6	5.9 5.5	7.2 6.6	12.0 12.7	84.3 83.3	58.3 52.0
9.	<i>M. sylvanus</i> rez. IPDM Nr. 4, ♂ adult	sin. dext.	7.6 8.0	5.5 5.5	7.5 7.2	14.7 14.3	72.4 68.8	51.7 55.9
10.	<i>M. sylvanus</i> rez. ZSSM o. Nr., ♂ senil	sin. dext.	7.2 8.4	5.9 6.2	(6.7) (6.5)	(15.2) (14.3)	81.9 73.8	(47.4) (58.7)
11.	<i>M. sylvanus</i> 7 ♂♂, Mittelwert	M s	7.9 0.7	6.2 0.8	6.9 0.5	14.1 1.1	77.9 6.4	56.0 4.0
12.	<i>M. sylvanus</i> rez. NHMW 2615, ♀ adult	sin. dext.	6.2 6.3	5.2 4.9	5.3 5.3	9.1 9.5	83.9 77.8	68.1 66.3
13.	<i>M. sylvanus</i> rez. NHMW 2616, ♀ adult	sin. dext.	5.9 5.5	4.4 4.5	5.3 5.5	8.8 9.0	74.6 81.8	67.0 61.1
14.	<i>M. sylvanus</i> rez. NHMW 34222, ♀ adult	sin. dext.	6.3 6.2	4.7 5.3	5.2 5.4	9.9 9.8	74.6 85.5	63.6 63.3
15.	<i>M. sylvanus</i> rez. IPDM Nr. 1, ♀ adult	sin. dext.	5.6 5.6	5.0 4.9	(4.8) (4.9)	(8.1) (8.2)	89.3 87.5	(69.1) (68.3)
16.	<i>M. sylvanus</i> rez. IPDM Nr. 3, ♀ senil	sin. dext.	5.8 5.8	4.7 4.7	(4.6) (4.4)	(9.4) (9.4)	81.0 79.3	(61.7) (61.7)
17.	<i>M. sylvanus</i> rez. ZSM 1959/4, ♀ subadult	sin. dext.	5.8 6.1	4.8 5.1	5.5 5.5	10.9 9.7	82.8 83.6	53.2 62.9
18.	<i>M. sylvanus</i> rez. ZSM AM/1423, ♀ senil	sin. dext.	5.7 —	4.1 —	—	—	71.9 —	— —
19.	<i>M. sylvanus</i> 7 ♀♀ Mittelwert	M s	5.9 0.3	4.8 0.3	5.1 0.4	9.3 0.8	81.0 5.2	63.9 4.4

Der erste untere Prämolare von *M. sylvanus* zeigt eine ähnlich große Variabilität in Abmessungen und Morphologie, wie sie bei *Cercopithecus* (LAMPÉL 1963) und bei Pongiden (REMANE 1960) beobachtet wird.

Es können Unterschiede in den Abmessungen bis über 15 % zwischen linker und

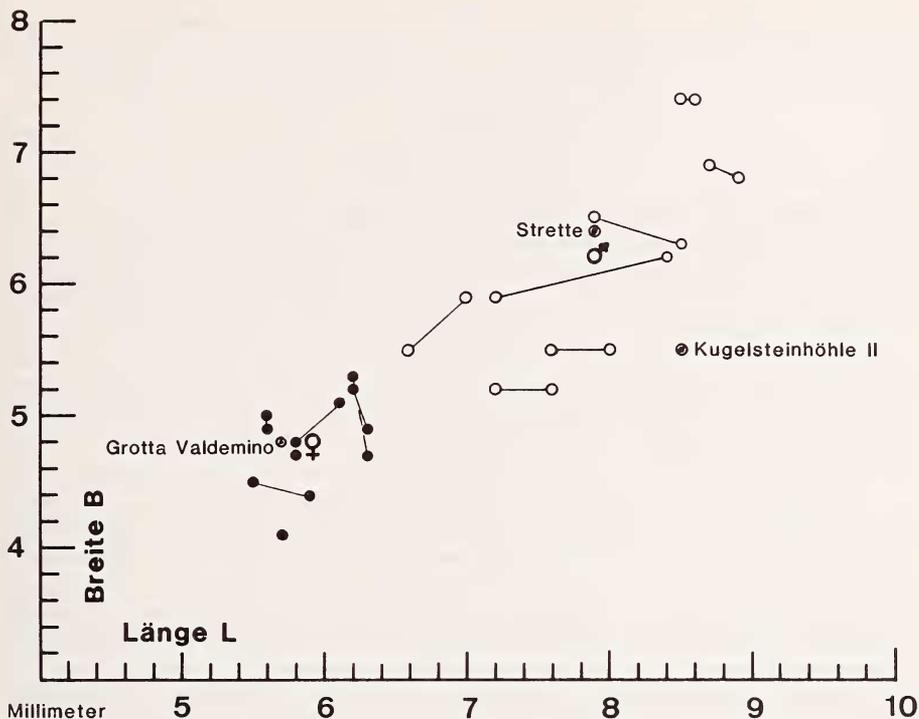


Abb. 6. Breiten-Längen-Verhältnis der P_3 von *Macaca* der *sylvanus*-Gruppe (vergleiche Tabelle), Werte der linken und rechten Zahnposition der rezenten Individuen verbunden. O = männliche Tiere, ● = weibliche Tiere. Die Geschlechter-Symbole kennzeichnen die Mittelwerte der rezenten Individuen

rechter Seite am Individuum und Unterschiede zwischen linker und rechter Seite im Kronenrelief beobachtet werden.

Der Cercopithecidenzahn aus der Kugelsteinhöhle liegt in der mesio-distalen Länge im oberen Bereich der Variationsbreite der rezenten *M. sylvanus* (Abb. 6). Das Vorderhöhe-Längen-Verhältnis von 55,6 entspricht den männlichen Magots. Die vergleichsweise geringe Breite des fossilen Zahnes führt zu einem Breiten-Längen-Verhältnis, das ihn von den rezenten Individuen und noch deutlicher von „*M. florentina*“ aus Strette (64,7 gegenüber $M = 77,9$ bzw. 81,0) unterscheidet. Auffallend ist die große Breite des altpleistozänen Zahnes. SZALAY und DELSON (1979: Abb. 177A, 177F) bilden Mandibeln von *M. s. florentina* aus dem Oberpliozän bzw. *M. s. prisca* aus dem Unterpliozän ab, an deren P_3 ebenfalls konkave Lingualseiten, große Breite und eine echte Distalseite wie am Strette-Exemplar zu finden sind. Es wäre zu überprüfen, ob sich in diesem Merkmal die plio/pleistozänen Funde von der rezenten Art unterscheiden lassen.

Der fossile Zahn eines Makakenmännchens aus der Kugelsteinhöhle zeigt Eigentümlichkeiten, deren Kombination ihn von den rezenten Individuen von *M. sylvanus* unterscheidet: geringere Breite und geringeres Längen-Breiten-Verhältnis, sehr deutlicher distaler Höcker (Hypoconid), dreigeteilte Talonidgrube, akzessorischer Höcker in der distolingualen Ecke in deutlicher Entfernung vom Hypoconid (vermutliches Entoconid). Morphologie und Breitenmaß liegen etwas außerhalb der beobachteten Variationsbreite von 14 (männlichen und weiblichen) bzw. 7 (männlichen) Individuen der rezenten *M.*

sylvanus. Aufgrund der Unterschiede wird hier eine Zuordnung als *Macaca* sp. des *sylvanus*-Formenkreises vorgenommen.

Diskussion

Zeitliche Zuordnung

Da der Zahn aus einer gestörten Sedimenteinheit der Kugelsteinhöhle stammt, kann nur indirekt auf sein Alter geschlossen werden. Die blaugraue Färbung des Zahnschmelzes stimmt mit jener der Fossilreste des tiefsten angetroffenen Horizontes überein. Von diesem kann folgende vorläufige Artenliste angegeben werden: *Phyrrocorax* sp., *Talpa europaea*, Chiroptera indet., *Marmota marmota*, *Clethrionomys glareolus*, *Arvicola terrestris*, *Microtus malei*, *M. nivalis*, *M. arvalis*, *M. agrestis*, *M. gregalis*, *Hystrix* sp., *Lepus* sp., kleiner Mustelide, größerer Mustelide, *Ursus spelaeus*, *U. arctos*, *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Panthera pardus*, *Sus scrofa*, *Megaloceros giganteus*, *Cervus elaphus*, kleiner Cervide, *Capra ibex*, *Bos primigenius*, *Bison priscus*. In der Assoziation ist das Auftreten von Waldformen neben indifferenten Arten und Tieren der offenen Landschaft zu beobachten. Der sedimentologische Befund weist auf eine fluviatile Genese, so daß angenommen werden kann, daß in der Assoziation verschieden alte Thanatozönosen vertreten sind. Nach JÁNOSSY (1986) erlaubt *Hystrix vinogradovi* als „index fossil“ eine Zuordnung ins Riß-Würm-Interglazial. Der Nachweis von *Quercus* und *Carpinus* in Holzkohlefragmenten (SCHNEIDER in FUCHS 1989) stützt zumindest die Interpretation eines klimatisch gemäßigten Lebensraumes. Aus dem Steirischen Randgebirge sind Sedimente, die biostratigraphisch vor-rißzeitlich bis rißzeitlich datiert werden, nur aus der rund 4 km entfernten Repolusthöhle bekannt (MOTTL 1975). Da aus Höhlen des Kugelsteins kein einziger Hinweis auf ein höheres Alter als frühes Würm vorliegt, wird hier ein hypothetisches Alter der Population einer mit dem rezenten Berberaffen nahe verwandten oder konspezifischen Art zwischen dem Eem-Interglazial und dem älteren Würm-Glazial angegeben, einem Zeitraum zwischen rund 128 000 und rund 75 000 Jahren vor heute (vgl. LABEYRIE 1984; Abb. 5).

Verbreitungsgeschichtliche Bedeutung

Der phylogenetische Zusammenhang der fossilen Funde in Europa mit dem heute in Nordafrika in Reliktarealen beheimateten Magot ist noch nicht geklärt. Die Nominatform *M. sylvanus* dürfte in Nordwestafrika seit dem Plio/Pleistozän kontinuierlich verbreitet gewesen sein (STARCK 1990). Die ältesten Funde von Makaken in Europa werden von DELSON (1980) in Verbindung mit dem Messinischen Ereignis am Ende des Miozäns gebracht: die teilweise Austrocknung des Mittelmeeres ermöglichte eine Ausbreitung der Gattung nach Europa und eine einheitliche circummediterrane Besiedelung von *M. sylvanus*. Osteologische und odontologische Unterschiede zwischen den fossilen Formen können beobachtet werden (THENIUS 1965; FRANZEN 1973; SZALAY und DELSON 1979; FLADERER 1987). Sie sollen nach DELSON (1980; DELSON und BROOKS in TATTERSALL et al. 1988) innerhalb der artlichen Variabilität der Nominatformen liegen. Die Systematik der rezenten Arten beruht fast ausschließlich auf deren Weichteilanatomie (HILL 1974; FOODEN 1976). Osteologische Vergleiche stehen noch aus. In diesem Zusammenhang sind auch DELSONS Untersuchungen zu sehen, denen zufolge er die europäischen Formen zwischen dem Ruscium (5–4 Ma) und dem Mittelpleistozän chronosubspezifisch aufteilt (SZALAY und DELSON 1979; DELSON 1980): *M. s. prisca*, *M. s. pliocena*, *M. s. florentina* und als mögliche Kleinform im Oberpliozän Sardiniens *M. s. sylvanus majori*, der jedoch am ehesten der Rang einer echten Morphospezies als *M. majori* zukommen dürfte (vgl. STARCK 1990). Eine kontinuierliche Besiedelung des südberberischen Raumes ist paläontologisch nicht belegt (vgl. HILL 1974). Somit ist auch nicht erwiesen, ob das ursprüngliche

europäische Vorkommen auf Gibraltar eine Restpopulation des hypothetischen circummediterranen Verbreitungsareals darstellte.

Mittelpleistozäne Makakenpopulationen sind aus England, aus Deutschland (Bilzlingsleben – MANIA 1990 –, Mosbach 2, Heppenloch, Hunas), aus dem südfranzösisch-iberischen Raum und aus Italien (ARDITO und MOTTURA 1987) nachgewiesen. Die der Kugelsteinhöhle nächstgelegene Fundlokalität ist Bristie im Karst von Triest (BAROLOMEI 1980) in 210 km Entfernung. Evolutionsstratigraphischen Vergleichen an Arvicoliden-Faunen zufolge werden für die bisher jüngsten mitteleuropäischen Affenfunde Angaben zwischen 320 000 und 210 000 Jahren vor heute gemacht (CARLS et al. 1988). Jungpleistozäne Populationen von Makaken sind bisher von der Solana del Zamborino bei Granada (MARTÍN PENELA 1986), von Cova negra bei Valencia (PÉREZ RIPOLL 1977), von Torre di Pietra bei Rom (ARDITO und MOTTURA 1987) und aus dem südlichen Kaukasus (VERESHCHAGIN 1959; LIOUBIN und BARYCHNIKOV 1984) bekannt. Die mit Höhlenbärenresten assoziierte Makakenmandibel aus der Grotta Valdemino bei Borgio, Oberitalien (TOZZI 1969), ist nach SALA (pers. Mitteilung von 7/1990) aufgrund der Begleitfauna (*Homotheurium* sp., *Ursus* cf. *deningeri*, *Allocricetus bursae*, *Pliomys episcopalis* u. a.) als mittelpleistozän einzustufen. Das Fundgebiet des steirischen Makaken, der hier zur *sylyvanus*-Artengruppe gestellt wird, war niemals vergletschert. Die geringste Entfernung zu einer würmzeitlichen Lokalvergletscherung betrug etwa 22 km, zum alpinen Eistromnetz etwa 50 km (vgl. Beilage in HUSEN 1987). Geomorphologischen Beobachtungen zufolge war die Vergletscherung der Ostalpen im Riß-Hochglazial noch um einige Kilometer weiter ausgedehnt, so daß an eine eemzeitliche Wiederbesiedelung gedacht werden mußte. Die sedimentologischen Befunde der südostfranzösischen altpleistozänen Makaken-Fundstelle Vallonet (TILLIER und VANDERMEERSCH 1976; PÉREZ RIPOLL 1977) und das gemeinsame Vorkommen von *Macaca* und *Lemmus lemmus* in mittelpleistozänen Sedimenten Ostenglands (SINGER et al. 1982) sprechen jedoch für Habitate auch unter borealem Klima. Somit erscheint auch die Permanenz mittelpleistozäner Populationen im südlichen Mitteleuropa möglich.

Der Fundzusammenhang des hier beschriebenen Cercopithecidenzahnes mit Artefakten in Moustérien-Fazies (MOTTL 1975; FUCHS 1989) macht ein Zusammentreffen paläolithischer Kulturträger und Makaken wahrscheinlich. Ähnliche Befunde stammen aus Ostengland (SINGER et al. 1982), von der mittelpleistozänen *Homo erectus*-Fundstelle Bilzlingsleben (MANIA 1990), dem Acheuléen des südlichen Kaukasus (VERESHCHAGIN 1959; LIOUBIN und BARYCHNIKOV 1984), aus dem älteren Jungpleistozän von Torre di Pietra bei Rom (zit. nach ARDITO und MOTTURA 1987) sowie aus dem Acheuléen und Moustérien des südlichen Spaniens (MARTÍN PENELA 1983; PÉREZ RIPOLL 1977).

Danksagung

Die vorliegende Studie wurde als Projekt Nr. 3681 vom Jubiläumsfonds der österreichischen Nationalbank finanziert (Projektleiter Prof. Dr. G. RABEDER, Institut für Paläontologie, Universität Wien). Prof. Dr. E. THENIUS, Institut für Paläontologie der Universität Wien, Prof. Dr. H. ZAPFE, Österreichische Akademie der Wissenschaften, und Prof. Dr. E. DELSON, Department of Vertebrate Paleontology, American Museum of Natural History, New York, danke ich für wertvolle Hinweise. Für die Bereitstellung von Vergleichsstücken danke ich Dr. K. BAUER, Frau Dr. Fr. SPITZENBERGER und Dr. E. PUCHER, Naturhistorisches Museum Wien, Dr. R. KRAFT, Zoologische Staatssammlung München, Prof. Dr. J. BOESSNECK, Institut für Palaeoanatomie, Domestikationsforschung und Tiermedizin der Universität München, Dr. B. ENGESSER, Naturhistorisches Museum Basel, sowie Prof. Dr. B. SALA, Dipartimento di Scienze Geologiche e Paleontologiche, Università di Ferrara.

Zusammenfassung

Der Fund eines linken unteren vorderen Prämolaren eines Makakenmännchens aus Sedimenten der Kugelsteinhöhle II bei Deutschfeistritz, Steiermark, ist der erste Beleg für eine Besiedelung des Alpen-Ostrandes durch Cercopitheciden im jüngeren Pleistozän. Archäologischer Befund und paläontologi-

sche Auswertung der begleitenden Thanatozönosen lassen auf ein letztinterglaziales bis würmzeitliches Alter schließen. Der Zahn zeigt im morphologischen und im metrischen Vergleich Unterschiede zum rezenten Magot *Macaca sylvanus* L., an dessen P₃ eine bemerkenswerte Variabilität festgestellt werden kann. Der Fossilfund wird als *Macaca* sp. der *sylvanus*-Gruppe bestimmt.

Literatur

- ADAM, K. O. (1975): Die mittelpleistozäne Säugetier-Fauna aus dem Heppenloch bei Gutenberg (Württemberg). Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B. 3, 1–247.
- ARDITO, G.; MOTTURA, A. (1987): An Overview of the Geographic and Chronologic Distribution of West European Cercopithecoids. *Human Evolution* 2, 29–45.
- BARTOLOMEI, G. (1969): Considerazioni ecologiche sulle faune pleistoceniche dell'Europa continentale scimmie ed istiche. Scritti sul Quaternario in onore di Angelo Pasa, Mus. Civ. Stor. Nat. Verona, 39–52.
- (1980): Micromammiferi del Plio-Pleistocene. In: I vertebrati fossili italiani. Catalogo della mostra, Verona 1980, 249–258.
- CARLS, N.; GROISS, J. TH.; KAULICH, B.; REISCH, L. (1988): Neue Beobachtungen in der mittelpleistozänen Fundstelle von Hunas im Ldkr. Nürnberger Land. Archäol. Korrespondenzbl. Mainz 18, 109–119.
- DELSON, E. (1980): Fossil Macaques, phyletic relationships and a scenario of deployment. In: The Macaques. Studies in Ecology, Behavior and Evolution. Ed. by D. G. LINDBURG. New York: Van Nostrand, 10–30.
- FA, J. E. (Ed.) (1984): The Barbary Macaque: A Case Study in Conservation. New York, London: Plenum Press.
- FLADERER, F. A. (1987): *Macaca* (Cercopithecidae, Primates) im Altpleistozän von Deutsch-Altenburg, Niederösterreich. Beitr. Paläont. Österr. 13, 1–24.
- (1989): Höhlenschutz und Eiszeitforschung – Erstnachweis von Affen (Gattung *Macaca*) im Jungpleistozän Mitteleuropas. Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark 119, 23–26.
- FOODEN, J. (1976): Provisional classification and key to living species of macaques (Primates: *Macaca*). *Folia primatol.* 25, 225–236.
- FRANZEN, J. L. (1973): Ein Primate aus den altpleistozänen Schneckenmergeln von Hohensülzen (Rheinessen). *Senckenbergiana lethaea* 54, 345–358.
- FUCHS, G. (Ed.) (1989): Höhlenfundplätze im Raum Peggau-Deutschfeistritz, Steiermark, Österreich. *British Archaeol. Rep. Oxford, Int. Ser.* 510, 1–326.
- HILL, W. C. O. (1974): Primates. Comparative Anatomy and Taxonomy Vol. 7 (Cynopithecinae). Edinburgh: Univ. Press.
- HUSEN, D. VAN (1987): Die Ostalpen in den Eiszeiten. Wien: Geologische Bundesanstalt.
- JÁNOSSY, D. (1986): Pleistocene Vertebrate Faunas of Hungary. Developments in Palaeontology and Stratigraphy 8. Amsterdam, Oxford, New York, Toronto: Elsevier.
- KAY, R. F. (1977): The evolution of molar occlusion in the Cercopithecidae and early Catarrhines. *Amer. J. Phys. Anthropol.* n.s. 46, 327–352.
- LABEYRIE, J. (1984): Le cadre paléoclimatique depuis 140 000 ans. *L'Anthropologie* 88, 19–48.
- LAMPEL, G. (1963): Variationsstatistische und morphologische Untersuchungen am Gebiß der Cercopithecinen. *Acta Anat.* 45 (Suppl.), 1–122.
- LIUBIN, V. P.; BARYCHNIKOV, G. F. (1984): L'activité de chasse des plus anciens habitants du Caucase (Acheuléen, Moustérien). *L'Anthropologie* 88, 221–229.
- MANIA, D. (1990): Auf den Spuren des Urmenschen. Die Funde von Bilzingsleben. Stuttgart: Konrad Theiss.
- MARTÍN PENELA, A. (1986): Presencia del género *Macaca* en el yacimiento Pleistoceno de la Solana del Zamborino (Fonelas, Granada, España). *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Geol.)* 81, 187–195.
- MOTTL, M. (1975): Die pleistozänen Säugetierfaunen und Kulturen des Grazer Berglandes. In: Die Geologie des Grazer Berglandes. 2. Auflage. Hrsg. von H. FLÜGEL. Mitt. der Abteilung für Geologie, Paläontologie und Bergbau am Landesmuseum Joanneum, Graz, Sonderheft 1, 159–179.
- NAPIER, J. R.; NAPIER, P. H. (1967): A Handbook of Living Primates. Morphology, ecology and behaviour of nonhuman primates. London, New York: Academic Press.
- OWEN, R. (1845): Note sur la découverte faite en Angleterre de restes fossiles d'un quadrumane du genre Macaque, dans une formation d'eau douce appartenant au nouveau pliocène. *Compte Rendu Acad. Sci.* 21, 573–575.
- PÉREZ RIPOLL, M. (1977): Los mamíferos del yacimiento Musteriense de Cova Negra (Játiva, Valencia). Servicio de Investigación Prehistórica. Serie Trabajos varios 53, 1–147.
- REMANE, A. (1927): Zur Meßtechnik der Primatenzähne. In: Methoden zur Untersuchung der Morphologie der Primaten. Handbuch der biolog. Arbeitsmethoden. Hrsg. von E. ABDERHALDEN. Berlin, Wien, Abt. 7, Heft 3, 609–635.

- REMANE, A. (1960): Zähne und Gebiß. *Primatologia*, Handbuch der Primatenkunde 3/2, 637–846. Basel, New York: Karger.
- SINGER, R.; WOLFF, R. G.; GLADFELTER, G. B.; WYMER, J. J. (1982): Pleistocene *Macaca* from Hoxne, Suffolk, England. *Folia primatol.* 37, 141–152.
- STARCK, D. (1990): Familie Cercopithecidae Gray, 1821 – Meerkatzenartige. In: Handbuch der Säugetiere Europas. Hrsg. von J. NIETHAMMER und F. KRAPP. Wiesbaden: Aula-Verlag, Vol. 3/1, 487–508.
- SZALAY, F. S.; DELSON, E. (1979): *Evolutionary History of the Primates*. New York: Academic Press.
- TATTERSALL, I.; DELSON, E.; COUVERING, J. VAN (Eds.) (1988): *Encyclopedia of Human Evolution and Prehistory*. New York: Garland.
- THENIUS, E. (1965): Ein Primatenrest aus dem Altpleistozän von Voigtstedt in Thüringen. *Paläont. Abh., Abt. A*, 2, 683–686.
- TILLIER, A. M.; VANDENMEERSCH, B. (1976): Les Cynomorphes. In: *La Préhistoire française*. Ed. par H. DE LUMLEY. Paris: C.N.R.C., Vol. 1, 367–370.
- TOZZI, C. (1969): Segnalazione di una grotta con fauna fossile a Borgio (Savona). *Soc. Toscana Sci. Natur. Pisa, Atti, Mem., Ser. A*, 76, 195–208.

Anschrift des Verfassers: Dr. FLORIAN A. FLADERER, Institut für Paläontologie, Universität Wien, Universitätsstraße 7/II, A-1010 Wien, Österreich